

Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes.

IV. *Raja asterias* Delaroche, 1809 :Répartition géographique et bathymétrie,
sexualité, reproduction et fécondité

par Christian CAPAPÉ *

Résumé. — *Raja asterias* est une Raie atlanto-méditerranéenne fréquemment capturée sur les côtes nord de la Tunisie, de Tabarka à Bizerte ; très rarement dans le golfe de Tunis.

La maturité sexuelle est atteinte par les mâles pour 36 cm de large et 54 cm de longueur totale ; par les femelles pour 43 cm de large et 61 cm de longueur totale. Mâles et femelles juvéniles sont entièrement lisses. La rugosité se développe progressivement. Le dos devient complètement rugueux chez tous les individus subadultes ; le ventre n'est granuleux qu'au niveau du rostre, des extrémités latérales du disque et de la partie médiane de la queue chez tous les individus adultes. La fécondation et la ponte se déroulent durant toute l'année mais cette dernière subit des variations saisonnières, elle est maximum au printemps et en automne. Les ovules sont émis par vagues successives ; entre elles existent des périodes de repos. L'incubation dure environ cinq mois. Trois méthodes différentes sont préconisées pour étudier la fécondité de *R. asterias*. Ces méthodes bien qu'approximatives donnent une idée sur la fécondité de cette espèce. La fécondité annuelle de *R. asterias* est évaluée au maximum à 112, au minimum à 34. Il existe de plus une relation entre la taille et la fécondité chez cette Raie. Les capsules ovifères mesurent en moyenne 4,65 cm de longueur (sans les cornes) ; 3,55 cm de large et ont un poids moyen de 9,45 g.

Abstract. — *Raja asterias* is an atlanto-mediterranean Ray currently caught along northern coasts of Tunisia, from Tabarka to Bizerte ; very rarely in the gulf of Tunis.

Sexual maturity is reached by the males by 36 cm of disc width and 54 cm of total length and by the females by 43 cm of disc large and 61 cm of total length. Young males and females are thoroughly smooth. The roughness appears progressively. Their backs become wholly rough when they are sub-adults individuals. Their bellies are only granulous at the level of the rostrum, the side ends of the disc and the middle part of the tail on all the adults grown-up individuals. Fecundation and laying would take place all the year round, but the second is subjected to seasons changes ; it is maximum in Spring and in Autumn. Ovules are laid by successive waves, between them are some rest periods. Incubation of egg-capsule spread over five months approximatively. Three different methods are recommended to study the fecundity of *R. asterias*. Though approximate these methods can give an idea about the fecundity of these species. *R. asterias* fecundity per year is estimated at 112 as a maximum and 34 as a minimum. It exists a relation between size and fecundity of this ray. Egg-capsule average size is 4,65 cm of length (without horns) ; 3,55 of large and 9,45 g in average.

* Laboratoire de Biologie, Histologie et Embryologie, Faculté de Médecine et de Pharmacie, 9, rue Paul-Bourde, Tunis, Tunisie. — Institut Pasteur, 13 place Pasteur, Tunis, Tunisie.

INTRODUCTION

La littérature ichthyologique ne donne que des informations sommaires et décousues sur la biologie de *Raja asterias* Linné, 1758 ; et, bien que fréquemment signalée en différentes zones de l'Atlantique oriental et de la Méditerranée, cette Raie a surtout été étudiée dans le domaine de la systématique.

Il nous a paru intéressant de consacrer, dans le cadre d'une contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes, des recherches sur la répartition géographique et bathymétrique, la sexualité, la reproduction et la fécondité de *R. asterias*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES. — Les observations ont été effectuées pendant les années 1973 et 1974 et portent sur plusieurs centaines d'individus mâles, femelles adultes ou impubères de toutes tailles pêchés sur le versant septentrional du cadre maritime tunisien. Les données biométriques sont les mêmes que celles déjà utilisées pour les autres Rajidae précédemment étudiés (CAPAPÉ et QUIGNARD, 1974 ; CAPAPÉ, 1974 ; 1976).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET BATHYMÉTRIQUE

Au niveau de l'Atlantique oriental, *Raja asterias* est signalée par LE DANOIS (1913) au large des côtes françaises, par ALBUQUERQUE (1954-1956) dans les eaux portugaises et par COLLIGNON et ALONCLE (1972) au Maroc.

R. asterias est citée sur presque toutes les rives de la Méditerranée. BOUGIS (1959) et QUIGNARD (1965) mentionnent l'espèce en France ; TORTONESE (1956) et BINI (1967) dans les mers italiennes ; SOLJAN (1963) sur la bordure yougoslave de l'Adriatique ; DIEUZEIDE, NOVELLA et ROLAND (1953) en Algérie ; ONDRIAS (1971) en Grèce et BEN-TUVIA (1962) au large de Chypre.

En Tunisie nous avons surtout examiné des individus en provenance du secteur septentrional, capturés dans la région de Tabarka, à proximité de la frontière algéro-tunisienne. Nous avons également observé quelques spécimens pêchés au large de Bizerte et une femelle adulte dans le golfe de Tunis où l'espèce a déjà été antérieurement signalée par LUBET et AZOUZ (1969). Il semblerait, néanmoins, que la présence de *R. asterias* ne se limite pas à la zone nord ; LE DANOIS (1925) mentionne cette Raie dans le golfe de Hammamet et PIETSCHMANN (1906) au niveau de la petite Syrte.

R. asterias est un Sélaeien benthique de petite et moyenne profondeur vivant dans les herbiers, les fonds vaseux et sablo-vaseux jusqu'à 200 m environ.

SEXUALITÉ

Pour DIEUZEIDE, NOVELLA et ROLAND (1953) la maturité sexuelle aurait lieu en Algérie vers 45 cm de longueur, taille à laquelle « l'espèce est susceptible de se reproduire ». TORTONESE (1956) a observé en Italie des mâles mesurant 47 cm de longueur, encore juvéniles, dépourvus d'épines sexuelles et avec des ptérygopodes peu développés, ne dépassant pas encore l'extrémité postérieure des pelviennes.

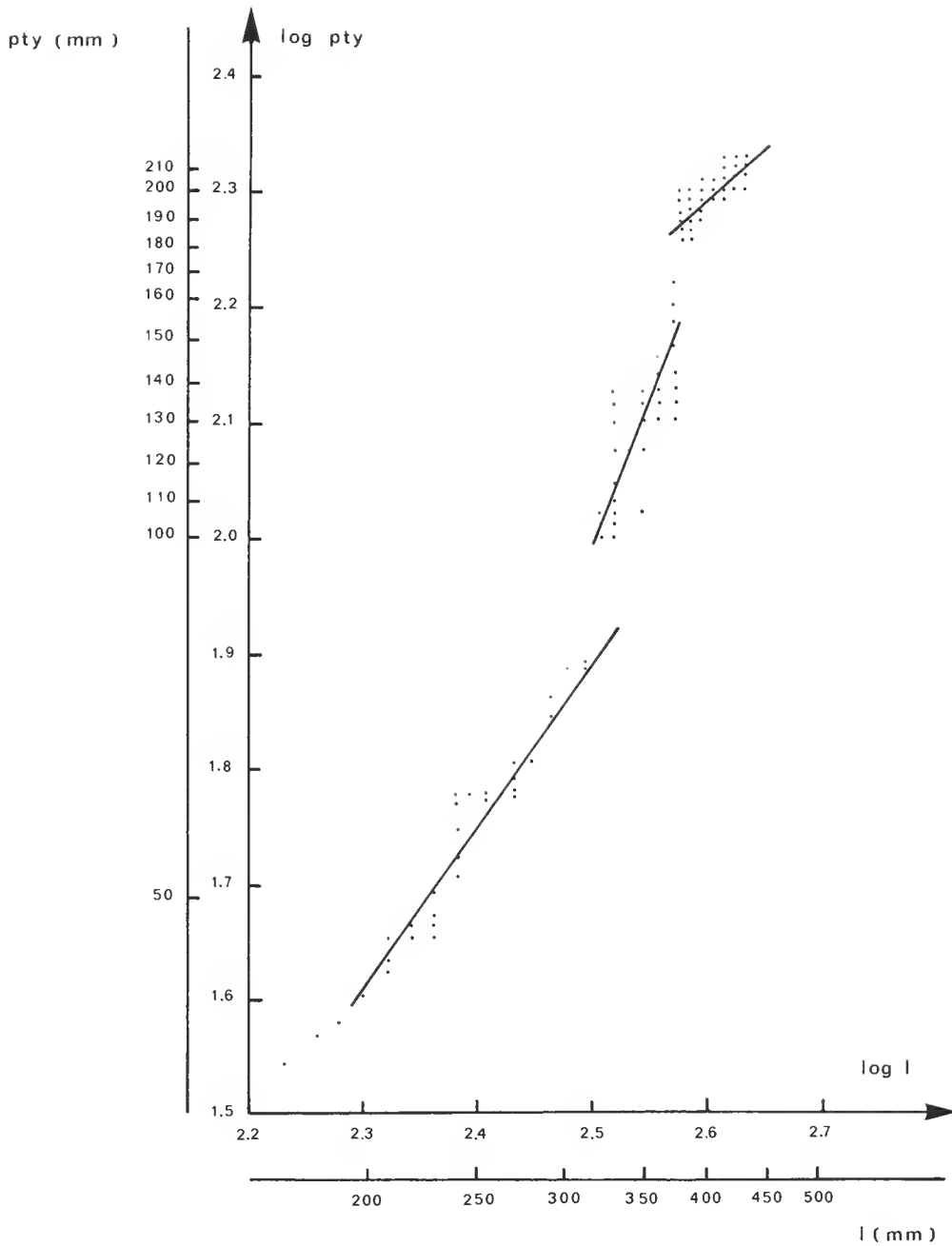


FIG. 1. — Croissance relative des ptérygopodes (pty) en fonction de la largeur du disque (l).

Nous avons suivi l'évolution sexuelle de l'espèce au fur et à mesure des apports sur le marché de Tunis. Les résultats de nos observations sont résumés dans la figure 1 pour les mâles et les tableaux I et II pour les femelles.

1. Mise en évidence de la taille de première maturité sexuelle

a — Cas des mâles

Comme nous l'avons déjà écrit pour d'autres Rajidae, nous avons également constaté chez *Raja asterias*, comme chez *R. miraletus*, que « l'acquisition de la maturité sexuelle se traduit chez les mâles par des transformations morphologiques de l'appareil urogénital, des ptérygopodes et des dents et l'apparition et le développement des épines sexuelles » (CAPAPÉ et QUIGNARD, 1974).

Les ptérygopodes dépassent les nageoires pelviennes ; ils sont rigides mais sur leur bord interne nous n'avons pas remarqué, comme chez *R. miraletus*, le développement de spinules (CAPAPÉ et QUIGNARD, 1974).

Le premier mâle avec tous les caractères de la maturité sexuelle, que nous avons observé en Tunisie, mesurait 34 cm d'envergure discale pour 52 cm de longueur totale. Ensuite, pour d'autres exemplaires nous avons noté 36 cm pour 54 cm environ de longueur totale. Tous sont adultes.

Pour mettre en évidence l'installation de la maturité sexuelle chez les mâles, nous avons utilisé la relation existant entre l'accroissement des ptérygopodes (pty) et la largeur du disque (l).

Cette relation liant la croissance d'un organe à celle du corps ou d'un autre organe est de la forme $y = bx^{\alpha}$ (1), soit $pty = bl^{\alpha}$. Transposée en coordonnées logarithmiques, la formule (1) devient : $\log pty = \log b + \alpha \log l$.

Nous obtenons trois droites correspondant à trois phases de la vie sexuelle des mâles. Pour chacune de ces trois phases nous précisons : la droite de régression de Y en X : DR Y/X ; le nombre d'individus examinés n ; le coefficient de corrélation r.

— la phase juvénile (n = 35) comprend tous les individus dont l'envergure discale est inférieure à 310 mm et pendant laquelle la relation entre la longueur des ptérygopodes et la largeur de l'animal est :

$$\begin{aligned} \log pty &= 1,380 \log l - 1,558 \\ r &= 0,902 \end{aligned}$$

— la phase de maturation (n = 36) intéresse les exemplaires dont la largeur discale est comprise entre 320 et 360 mm. On assiste à un accroissement rapide des ptérygopodes et la relation s'écrit :

$$\begin{aligned} \log pty &= 2,811 \log l - 5,046 \\ r &= 0,893 \end{aligned}$$

— la phase adulte ou de maturité (n = 30) comprend tous les individus dont l'envergure discale est supérieure à 360 mm. Le taux de croissance relatif des ptérygopodes diminue considérablement et on a :

$$\log \text{pty} = 0,500 \log l + 1,005$$

$$r = 0,918$$

b — Cas des femelles

Il n'existe aucune manifestation externe de l'acquisition de la maturité sexuelle. Celle-ci se traduit par un développement considérable du tractus génital et des glandes nidamentaires et par une importante activité vitellogénétique dans les ovaires.

La taille de première maturité sexuelle a été étudiée sur des lots de femelles capturées pendant le printemps et l'été des années 1973 et 1974 (tabl. I).

Les premières femelles présentant le phénomène de vitellogenèse mesuraient 39 cm d'envergure discale. A cette taille, 14 % d'entre elles sont mûres ; ce pourcentage augmente progressivement et finit par atteindre 100 % pour 43 cm de largeur.

Le tableau II met en évidence les pourcentages de femelles contenant des œufs encapsulés, calculés sur les mêmes lots d'individus que précédemment.

Les premières femelles présentant des capsules ovifères dans les oviductes mesuraient 40 cm ; taille à laquelle 11 % des individus examinés en contiennent.

La taille de première maturité sexuelle est probablement acquise chez les femelles vers 40 cm d'envergure discale et 55 cm de longueur totale ; à partir de 43 × 61 cm toutes semblent être adultes.

2. Étude de la rugosité

Tout comme DIEUZEIDE, NOVELLA et ROLAND (1953) l'ont précisé pour les exemplaires des côtes algériennes, nous avons également observé qu'en Tunisie les mâles et femelles juvéniles de *R. asterias* avaient la face dorsale du disque presque complètement lisse. La rugosité augmente progressivement avec l'âge et chez les adultes le dos devient entièrement rugueux.

Il nous a paru intéressant de préciser l'existence d'une relation entre la rugosité dorsale et l'installation de la puberté.

Nous avons considéré schématiquement trois stades dans l'évolution de la rugosité chez les mâles et chez les femelles (fig. 2 et 3 ; tabl. III et IV).

— 1^{er} stade (A) : Au niveau du disque la rugosité occupe le rostre, la surface interorbitaire, cerne les orbites et les événements et peut s'étendre parfois sur les marges antérieures du disque. Sur la queue, les grains sont surtout abondants vers l'extrémité postérieure.

— 2^e stade (B) : La rugosité envahit toute la zone médio-nucale et s'étend progressivement vers les nageoires pectorales. La queue est entièrement granuleuse.

— 3^e stade (C) : Le disque est totalement rugueux. Toutefois l'abondance de denticules dermiques est plus marquée au niveau du rostre, des bords antérieurs et de la zone médio-nucale. La queue est également très rugueuse.

L'évolution d'un stade vers un autre n'est pas brutale, mais bien que se faisant progressivement, elle demeure néanmoins relativement rapide : les intermédiaires entre les stades que nous avons définis demeurent difficiles à préciser.

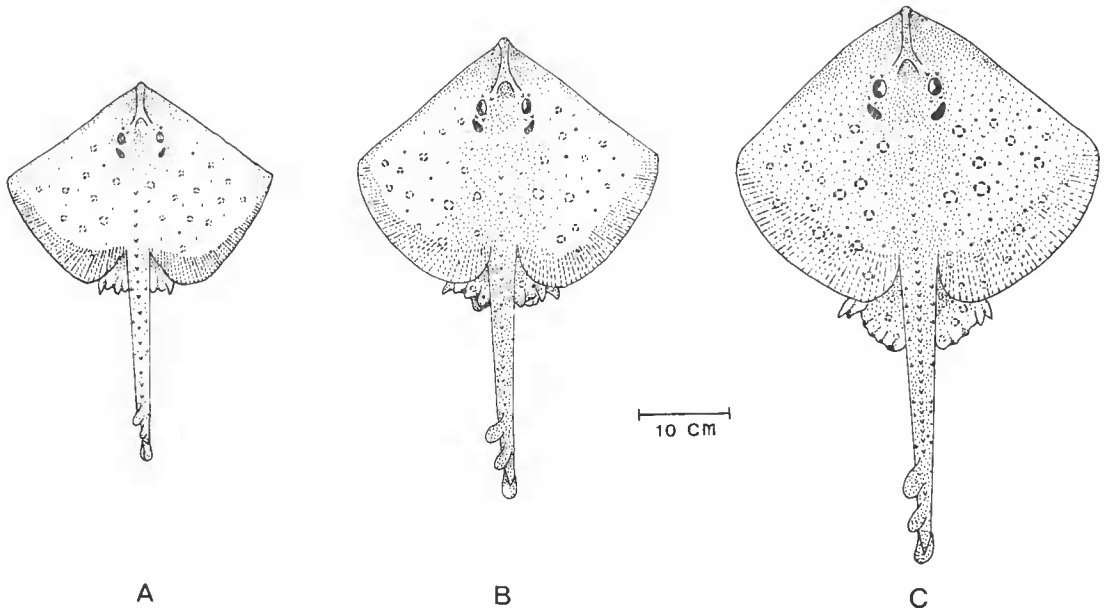


FIG. 2. — Évolution et développement de la rugosité (figurée en pointillé) au niveau de la face dorsale chez *Raja asterias* au fur et à mesure de la croissance. A, stade A (individu juvénile) ; B, stade B (individu sub-mature) ; C, stade C (individu adulte).

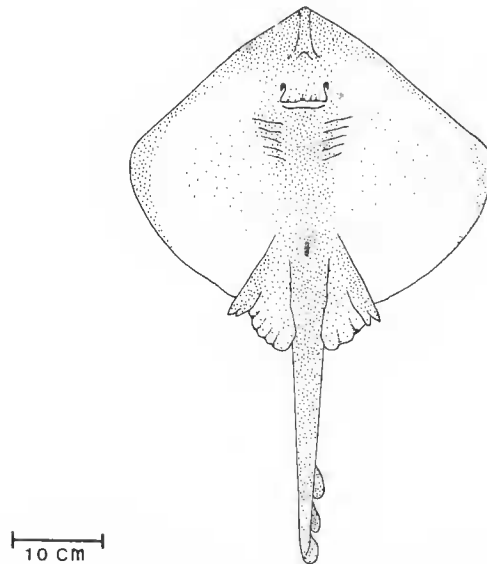


FIG. 3. — Rugosité (figurée en pointillé) sur la face ventrale d'une femelle adulte âgée.

a — *Cas des mâles*

Le tableau III montre que les mâles sont aux stades B et C, respectivement pour 29 et 35 em d'envergure discale, à une taille légèrement inférieure à celles pour lesquelles ils sont normalement subadultes et adultes.

Pour la rugosité sur la face ventrale des adultes, nous retenons la description de DIEUZEIDE, NOVELLA et ROLAND (1953) : « La face ventrale est lisse, à l'exception des zones suivantes qui sont spinuleuses : l'espace pré-nasal, le tégument recouvrant le squelette du 5^e arc branchial, une partie du bord externe du lobe supérieur des nageoires abdominales et la queue sur les 4/5 de sa longueur. Une zone lisse se retrouve en arrière de l'anus. »

b — *Cas des femelles*

Le tableau IV montre que pour les femelles nous retrouvons les mêmes phénomènes que pour les mâles. Les femelles atteignent toutes le stade B et C à 33 et 38 em de largeur, taille inférieure à celles des phases subadulte et adulte de leur évolution sexuelle.

Le ventre des exemplaires adultes devient de plus en plus rugueux avec l'âge. Comme nous l'avons précisé chez *R. radula* dans un travail antérieur (CAPAPÉ, 1974), la surface péri-cloacale devient fortement granuleuse. En fait, la rugosité ne se limite pas à cette région, la quasi-totalité de la face ventrale est spinuleuse chez les « vieilles femelles ». Les grains sont néanmoins plus abondants au niveau du rostre, des marges antérieures et postérieures du disque, de la bouche, des fentes branchiales, de la région médio-ventrale et des pelviennes. Toute la surface ventrale de la queue est également fortement rugueuse.

REPRODUCTION

La reproduction chez *R. asterias* n'a fait l'objet d'aucun travail et la plupart des auteurs se limitent à citer les observations de LO BIANCO (1909). Notons toutefois que pour TORTONESE (1956) l'accouplement se réalise surtout en hiver et au printemps.

LO BIANCO (1909) estime que fécondation et ponte se déroulent toute l'année. L'auteur a observé la ponte d'ovisacs par une femelle en captivité dans les bassins de l'Institut zoologique de Naples ; de janvier à mai l'animal a pondu 35 capsules dont deux seulement dépourvues d'œufs. Il faut noter que ces capsules ont été déposées par vagues avec des interruptions dont la plus importante atteignait un mois.

En Tunisie, durant l'année 1974, nous avons suivi régulièrement la reproduction de *R. asterias* et en avons défini pratiquement les différentes étapes du cycle.

La figure 4 montre les quantités d'individus juvéniles et adultes pêchés au large de Tabarka, au niveau de la frontière algéro-tunisienne. Ces quantités sont presque égales au cours de l'année sauf de mai à août, mois durant lesquels les captures des individus adultes semblent plus importantes.

La sex-ratio des adultes est équilibrée de février à juillet inclus (fig. 5 ; tabl. V). L'accouplement semble se faire essentiellement pendant cette période de l'année. Au cours des autres mois les proportions de femelles sont nettement plus importantes, surtout en août

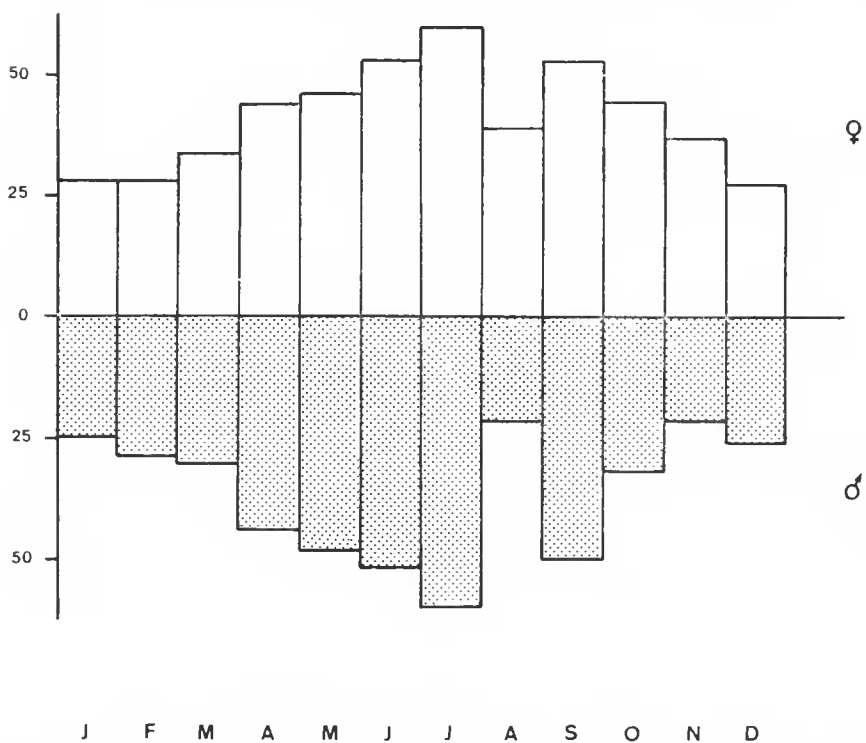
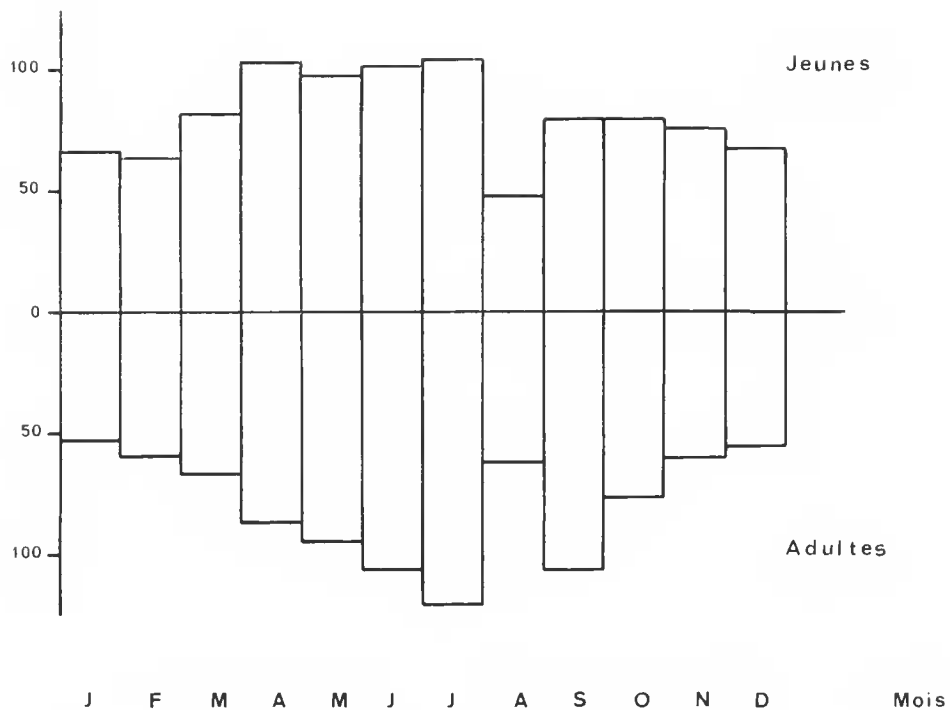


FIG. 4 et 5. — Histogrammes des quantités d'individus juvéniles et adultes (fig. 4) et les quantités d'adultes femelles et mâles observés au marché aux Poissons de Tunis pendant l'année 1974 et capturés pendant la même période le long des côtes nord de la Tunisie (fig. 5).

et en novembre : les mâles quittent, pour des zones plus profondes, les femelles qui restent sur place probablement pour émettre des capsules ovifères.

En 1974, nous avons analysé régulièrement l'activité vitellogénétique des femelles adultes. Chez ces dernières les ovocytes pris dans leur ensemble ne présentent pas des dimensions identiques et se trouvent donc dans l'ovaire à différents stades de développement : pré-vitellogénétiques, en phase vitellogénétique plus ou moins avancée, certains très rarement en voie d'atrésie. Le tableau VI résume les observations faites chez quelques femelles adultes et met en relief l'existence de vagues d'ovocytes aux effectifs variables. Il apparaît que pour chaque vague, les ovocytes présentent les mêmes caractères concernant la couleur, le poids et la taille. Il n'y a ovulation que lorsque l'ovocyte atteint ou dépasse légèrement 2,2 cm et pèse 2,8 g environ. Comme nous l'avons déjà signalé chez *Raja clavata* : « Nous n'avons jamais trouvé plus de deux capsules, une par oviducte chez un même animal. Les autres ovules ne passent dans le tractus qu'à la fin du rejet des capsules. Après épuisement d'une vague, les glandes nidamentaires et les oviductes entrent dans une phase de repos » (CARAPÉ, 1976). Pendant la période de repos du tractus génital l'activité vitellogénétique des ovaires reprend et se prépare une autre vague d'ovocytes.

Ainsi, chez *R. asterias* comme chez les autres Rajidae que nous avons étudiés il existe une alternance de phases d'activité et de repos au niveau de l'ovaire et du tractus génital qui peut se résumer de la façon suivante : phase d'activité vitellogénétique de l'ovaire — phase de repos du tractus génital ; phase de repos apparent de l'ovaire — phase d'activité du tractus génital.

Nous avons analysé chaque mois l'activité vitellogénétique des femelles durant l'année 1974 chez les spécimens mesurant 42, 43 et 44 cm d'envergure discale. Ces tailles ne sont pas choisies arbitrairement mais concernent les individus ayant un effectif important et présentant une nette activité vitellogénétique. La figure 6 met en évidence le nombre maximum d'ovocytes évolutifs pouvant être pondus, comptés chaque mois de l'année 1974 dans les ovaires de quelques femelles. Le choix du maximum d'ovocytes évite en partie de prendre éventuellement en considération des spécimens en train d'ovuler, ayant émis quelques ovules ou même une vague d'ovules. Pour une large donnée ce maximum observé varie au cours de l'année. Il devient très important au printemps (avril-mai) et en automne pendant le mois de septembre ; il diminue en été et surtout en hiver.

Il faut noter qu'au niveau des individus l'activité vitellogénétique est permanente : au cours de l'année toutes les femelles adultes présentent de nombreux ovocytes prêts à être pondus dans les voies génitales.

La production de capsules ovifères est permanente. En effet, nous avons constamment trouvé des femelles avec ovisacs in utéro au cours de l'année 1974. Le pourcentage d'individus avec œufs encapsulés varie avec les saisons. Relativement faible au printemps, il augmente en été, atteint un maximum en juillet et en septembre, puis diminue progressivement vers la fin de l'automne et pendant l'hiver (tabl. VII).

Le temps d'incubation n'a été délimité par aucun auteur à notre connaissance.

Des capsules ovifères prélevées, après dissection, sur des femelles mûres et placées dans les aquariums de l'Institut national scientifique et technique d'Océanographie et de Pêche (INSTOP) de Salammbô (Tunisie) ont éclos après un certain temps d'incubation (tabl. VIII).

L'incubation dure cinq mois environ ; il nous est impossible de préciser le rôle de la température externe mais nous pouvons supposer qu'il diffère peu de celui joué pour *R. miraletus* et *R. radula*.

FÉCONDITÉ

La littérature ichthyologique ne fournit aucune indication concernant la fécondité de *Raja asterias*. Seul, LO BIANCO (1909) précise qu'une femelle a pondu de janvier à mai dans un aquarium de l'Institut zoologique de Naples, trente-cinq capsules ovifères dont deux seulement étaient dépourvues d'œufs. Cette femelle a donc pondu approximativement sept oothèques par mois ou bien une oothèque tous les quatre jours, soit un rythme journalier de 0,25. Si un tel rythme était maintenu pendant toute une année, l'animal émettrait environ 84 ovisacs par an.

HOLDEN (1975) utilise également le rythme de ponte en aquarium pour calculer la fécondité des Sélaciens ovipares et notamment de *Raja clavata*. L'auteur estime de plus que c'est pendant le mois où le pourcentage de femelles avec capsules ovifères in utéro est le plus élevé que cette émission est réellement maximum (1 ovisac tous les quatre jours dans le cas de *R. asterias*). Pour les autres mois de l'année, les émissions d'ovisacs seraient moins importantes ; elles sont calculées d'une part en fonction des pourcentages de femelles avec ovisacs et d'autre part en fonction du mois pendant lequel ce pourcentage est maximum. Ainsi HOLDEN (1975) définit le pourcentage, ou « taux relatif », comme le rapport des pourcentages mensuels d'individus avec capsules in utéro par le pourcentage maximum (ce dernier se situant en juillet dans le cas de *R. asterias*). La vitesse mensuelle est en relation avec le nombre de femelles ayant des capsules ovifères in utéro.

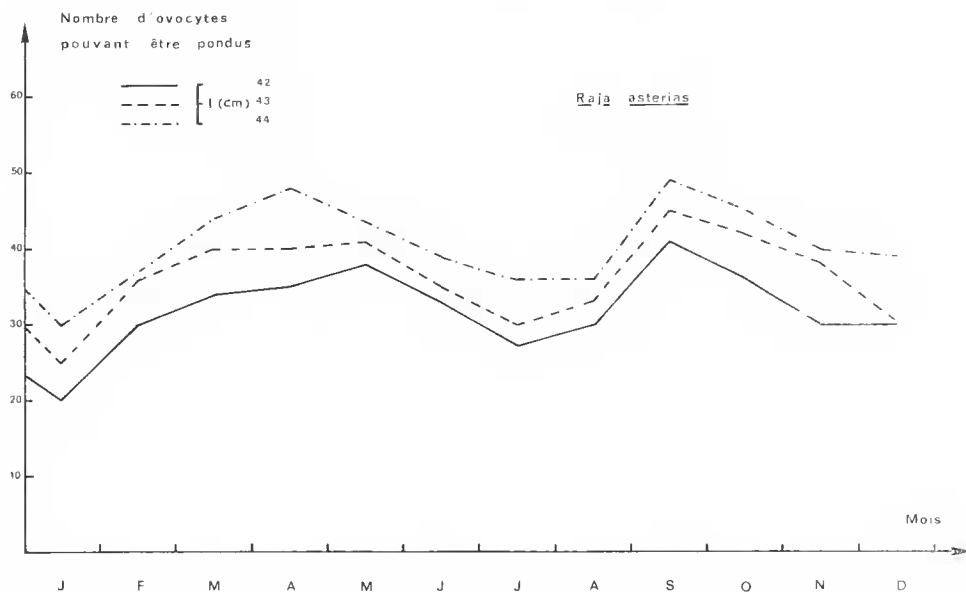


FIG. 6. — Nombre d'ovocytes pouvant être pondus chez certaines femelles récoltées durant l'année 1974.

Nous avons utilisé dans le tableau « la méthode de Holden » en nous référant aux observations précédemment réalisées (tabl. IX) et au rythme de ponte journalier donné par Lo BIANCO (1909) pour calculer la fécondité de *R. asterias* qui s'élève à $0,25 \times 204,9$ soit approximativement 51 capsules par an. En tenant compte des allégations de Du BURR (1974) qui admet que le taux de ponte le plus répandu chez les Raies est de 0,5, la fécondité de *R. asterias* atteindrait 102.

Dans une étude antérieure intéressant deux Raies des côtes tunisiennes, *R. miraletus* et *R. radula*, nous avons proposé deux autres méthodes pour estimer la fécondité des Séla-ciens ovipares (CAPAPÉ et QUIGNARD, 1975). Ces méthodes se basent essentiellement sur l'activité vitellogénétique et le dénombrement du maximum d'ovocytes évolutifs (pouvant donc être pondus) ou mûrs dans les ovaires d'un ou plusieurs individus.

La figure 6 met en évidence l'existence de deux périodes d'activité vitellogénétique intense : ces deux périodes se situent au printemps et à l'automne. La même figure montre, de plus, que dans la limite des tailles envisagées il existe une relation entre la fécondité et la taille. Pour mieux mettre en évidence cette relation, nous n'avons considéré que la fécondité automnale et retenu que le ou les individus présentant le nombre maximum d'ovocytes évolutifs observé dans les ovaires afin de réduire les possibilités de prendre en considération des femelles ayant commencé à pondre une ou plusieurs vagues ovulaires (fig. 7) : le nombre maximal d'ovocytes pouvant être pondus augmente effectivement avec la taille.

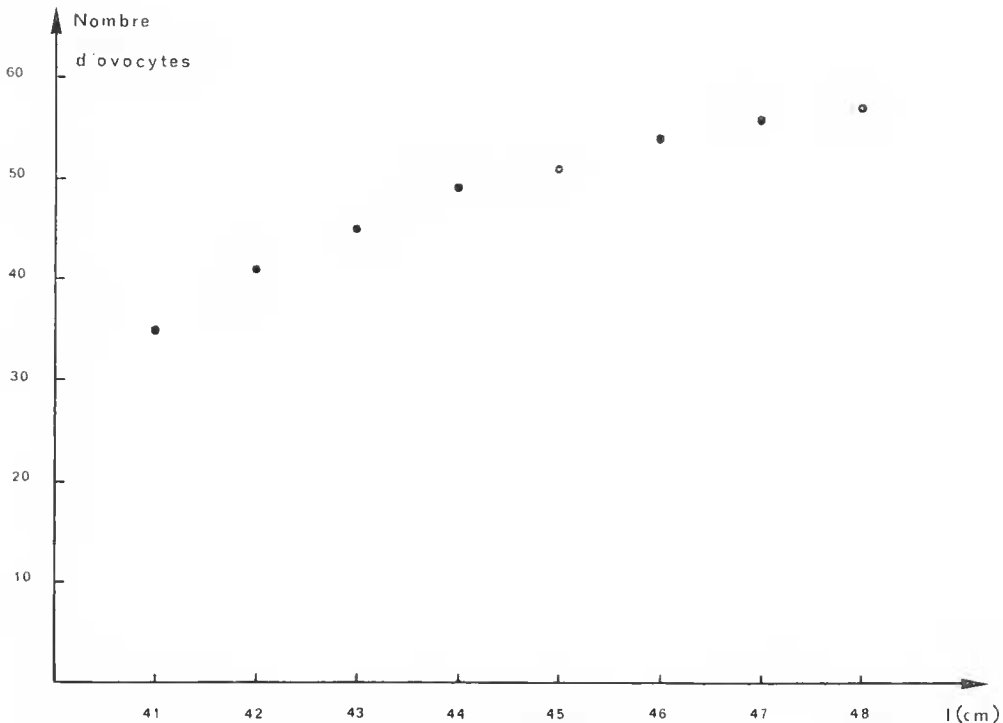


FIG. 7. — Relation entre la taille et la fécondité. Évolution de la « fécondité automnale ».

Dans la mesure où il n'existe au niveau des populations qu'une seule séquence de ponte par an, soit printanière soit hivernale, la fécondité annuelle serait comprise entre 34 et 57. Si l'on admet, par contre, qu'il existe au cours de l'année deux séquences de ponte, la fécondité annuelle augmente considérablement ; elle atteint 112 pour les individus de grande taille (tabl. X).

En fait, certains ovoocytes peuvent involuer et ne pas être émis dans le traectus génital ; aussi, dans une autre méthode d'évaluation de la fécondité, pour ne pas tenir compte des ovoocytes entrant éventuellement en atresie, nous n'avons dénombré que ceux prêts à être pondus, autrement dit mûrs. Il nous semble pouvoir évaluer ainsi la fécondité annuelle de *R. asterias* en dénombrant mensuellement les ovules mûrs dans les ovaires femelles d'une taille donnée. Tout comme nous l'avons fait précédemment pour *R. miraletus* et *R. radula*, le choix de la taille n'a pas été fait arbitrairement mais concerne la largeur du disque de l'espèce pour laquelle nous avons le plus grand nombre de représentants ; de plus, nous n'avons pris en considération que les femelles possédant le maximum d'ovules mûrs dans les ovaires, nous éliminons ainsi les exemplaires ayant pu émettre un ou plusieurs gamètes. Pour l'envergure discale considérée, la fécondité annuelle est de 106 (tabl. XI).

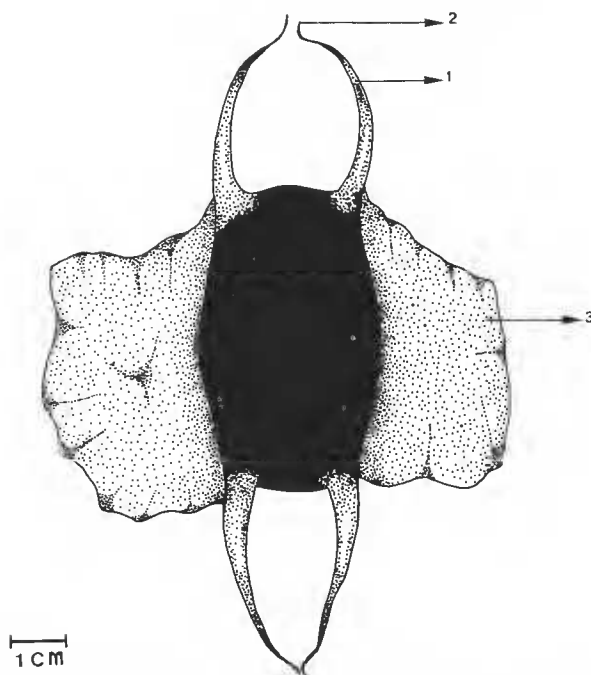


FIG. 8. — Capsule ovifère de *Raja asterias* avec cornes (1), filaments terminaux (2) et expansions latérales (3).

ÉTUDE DES CAPSULES OVIFÈRES

La capsule ovifère de *Raja asterias* (fig. 8) présente une morphologie générale pratiquement identique à celle de tous les autres Rajidae. Elle a une forme générale rectangu-

laire et des cornes terminées à leur extrémité par un court et fin filament. Elle est pourvue, de plus, d'expansions latérales fortement imprégnées de substances muqueuses.

Certains auteurs donnent quelques mensurations concernant les ovisacs de l'espèce. En Méditerranée, LO BIANCO (1909) et CLARK (1926) donne 4,5 cm pour la longueur (sans cornes) et 3 cm pour la largeur. Dans la Manche, BORCEA (1906) donne 12 × 8 cm et LE DANOIS (1913) 12 × 7 cm.

En Tunisie nous avons réalisé les mensurations de 32 capsules ovifères et obtenu les résultats résumés dans le tableau XII.

Les dimensions moyennes des ovisacs appartenant aux spécimens des côtes tunisiennes sont, en général, supérieures à celles des autres zones marines de la Méditerranée, mais inférieures à celles des exemplaires atlantiques.

INTERPRÉTATION — DISCUSSION

La distribution zoogéographique de *Raja asterias* montre que ce Rajidae est une espèce atlanto-méditerranéenne.

R. asterias est strictement une Raie des mers tempérées. Au niveau de l'Atlantique oriental, elle ne dépasse pas, au nord, la Manche et sa limite la plus méridionale semble être le Maroc. En Méditerranée, elle est relativement fréquente dans le bassin occidental, mais dans le bassin oriental elle est très peu connue à l'est de Chypre. Le long des côtes tunisiennes elle devient très rare au sud du cap Bon. L'éventail des températures dans lequel *R. asterias* pourrait vivre normalement apparaît comme peu ouvert.

R. asterias est un Sélacien benthique vivant sur des fonds de nature variée, mais l'espèce préfère les herbiers ou les substrats sableux ou sablo-vaseux. Il s'agit plus précisément d'une Raie benthique ne dépassant pas les 200 m de profondeur.

L'acquisition de la maturité sexuelle se fait plus précocement chez les mâles que chez les femelles : les mâles sont adultes pour 36 cm d'envergure discale et 54 cm de longueur totale, les femelles pour 43 cm d'envergure discale et 61 cm de longueur totale. Il en résulte que la taille maximale des femelles est supérieure à celle des mâles. La plus grande femelle capturée en Tunisie mesurait 52 cm de large pour 73 cm de long, le plus grand mâle 47 cm × 68 cm. Les femelles atteignant ou presque 50 cm de largeur sont fréquemment observées en Tunisie, les mâles dépassant 45 cm de largeur sont, par contre, très rares. Tout comme nous l'avons déjà signalé chez *R. clavata* dans une précédente étude (CAPAPÉ, 1976), le dimorphisme de taille est relativement peu marqué au niveau des sexes chez *R. asterias*.

Il nous est difficile, vu le manque de références, de comparer l'installation de la maturité sexuelle des exemplaires des côtes tunisiennes avec celle de leurs congénères des autres secteurs maritimes de la province atlanto-méditerranéenne. Il est certain, en Tunisie tout au moins, que la puberté n'est pas acquise à 47 cm de longueur totale comme l'admettent pour les exemplaires des côtes algériennes DIEUZEIDE, NOVELLA et ROLAND (1953). Nos observations se rapprocheraient plutôt de celles de TORTONESE (1956) qui écrit : « Osservai maschi adulti (m 0,47) privi di spine alari e malari, con pterigopodi piccoli — non superanti gli apici delle ventrali — e con denti ottusi : i caratteri sessuali secondarii non erano insomma sviluppati... ». Les modifications morphologiques qui accompagnent la maturité sexuelle sont dans l'ensemble les mêmes chez *R. asterias* que chez les autres Rajidae ; toutefois

le développement progressif de la rugosité chez cette Raie, pratiquement synchrone avec l'installation de la puberté, lui confère une certaine originalité.

Le long des côtes tunisiennes, les proportions identiques de mâles et de femelles nous font admettre que chez *R. asterias*, tout comme *R. clavata*, d'ailleurs, les accouplements ont lieu probablement durant toute l'année.

Au niveau des populations, les phénomènes de vitellogenèse sont permanents mais plus marqués au printemps et en automne. Ils se ralentissent ensuite considérablement en hiver et en été. Une phase intense d'activité vitellogénétique est suivie d'une production massive d'ovocytes et d'une émission importante de capsules ovifères. Il apparaît donc que chez *R. asterias* la vitellogenèse subit des fluctuations saisonnières et semble, de ce fait, influencée par la température ambiante. Nous avons observé des phénomènes analogues pour *R. clavata* et avons écrit à ce sujet : « Chez *R. clavata*, la vitellogenèse perturbée par une température ambiante relativement basse, s'accroît avec elle, et se ralentit dès que celle-ci semble dépasser un certain seuil... » (CAPAPÉ, 1976). Chez *R. asterias*, l'activité vitellogénétique est ralentie par le froid et par une élévation importante de température ; elle devient maximum lorsque la température atteint une valeur optimum, condition réalisée dans les eaux tunisiennes au printemps et à l'automne.

L'étude de la fécondité de *R. asterias* montre que, suivant le rythme de ponte, la méthode utilisée et la taille de l'animal, le nombre de capsules ovifères rejetées au cours de l'année peut prendre des valeurs très différentes. Le rythme de ponte en aquarium peut donner des renseignements utiles sur la quantité des ovisacs expulsés annuellement mais le nombre d'animaux observés est très restreint (souvent un seul exemplaire) et les conditions de vie normale n'y sont pas toujours respectées. Le comportement des Poissons s'en trouve certainement perturbé ainsi que la cadence de ponte.

Nous avons utilisé plusieurs méthodes pour analyser la fécondité de *R. asterias* et, loin de préconiser une méthode plutôt qu'une autre, nous estimons qu'elles peuvent se compléter et à la limite se confirmer.

Dans la méthode de HOLDEN, nous avons considéré deux cas basés sur deux cadences de ponte. Si l'on estime que les femelles adultes pondent une oothèque tous les quatre jours, 51 oothèques sont émises par an ; dans ce cas on peut admettre qu'il n'existe qu'une seule ponte par an, concrétisée par un maximum d'activité vitellogénétique (maximum d'ovocytes prêts à être pondus) au printemps ou à l'automne ; la fécondité dite saisonnière représente à elle seule la fécondité annuelle.

Dans le second cas on estime que les femelles adultes pondent une oothèque tous les deux jours, ainsi 102 oothèques seraient émises par an. La cadence étant plus rapide, il existerait donc deux pontes par an, concrétisées par deux pics d'activité vitellogénétique. La fécondité annuelle devient la somme des fécondités printanière et automnale.

Le problème de la fécondité de Sélaciens ovipares, et de *R. asterias* en particulier, pourrait être résolu par la connaissance du rythme de ponte et du nombre de séquences annuelles d'activité vitellogénétique.

Il s'avère, en effet, difficile de déterminer le rythme de ponte autrement que par l'observation en aquarium. De plus, rien ne prouve que tous les individus d'une même espèce, à l'intérieur d'une même population aient forcément un rythme de ponte identique. Il peut donc être de 0,25 ou de 0,5 (ou même de 1 ; 0,4 ; 0,3 ; etc.) suivant les spécimens. Enfin, le rythme de ponte peut ne pas être constant non seulement au cours de la vie de l'animal

mais au cours d'une même année pour des causes multiples (facteurs physico-chimiques externes, endocriniens, réflexes d'origines diverses).

Comme nous venons de le préciser, l'activité vitellogénétique semble pratiquement liée au rythme de ponte ; en fait, ce dernier lui est étroitement subordonné. Nous admettons que, chez *R. asterias*, les phénomènes de vitellogenèse sont spontanés et permanents ; ils s'accroissent dès que les facteurs physico-chimiques qui régissent le milieu ambiant varient et se traduisent par la formation d'ovocytes mûrs prêts à être pondus dans le tractus génital. Cette accélération de l'activité se déroulerait-elle une fois par an en été ou à l'automne, ou bien deux fois par an ? Il serait également possible que chez certains individus d'une même population, les uns n'aient qu'une seule séquence d'activité vitellogénétique, les autres deux... Par quoi serait déclenchée la ponte ovulaire qui, en terme ultime, aboutit à l'émission de capsules ovifères ? Nous avons écrit à ce propos, concernant une précédente étude d'un Sélaciien ovipare, *Scyliorhinus canicula* des côtes tunisiennes (CAPAPÉ, *sous presse*) : « En Tunisie les proportions identiques de mâles et de femelles observés au printemps et en été nous font admettre que les accouplements et, par suite, la fécondation sont maximums en cette période de l'année. Ces deux caractères font suite à la vitellogenèse et à une production maximum d'ovocytes et, de plus, ils précèdent légèrement l'émission massive de capsules ovifères. Nous pourrions ainsi émettre l'hypothèse que la vitellogenèse se traduit par une grande réceptivité des femelles et entraînerait l'appétit sexuel des mâles... Le coût solliciterait une fois encore, à notre avis, l'hypophyse ou la thyroïde, permettant l'achèvement de la maturation des ovocytes, la ponte ovulaire et la migration des ovules dans le tractus génital jusqu'au niveau de la glande nidamentaire où se réalise, en principe, la fécondation ». Cette hypothèse pourrait s'appliquer à *R. asterias* pour laquelle les proportions presque égales de mâles et de femelles adultes au printemps et vers la fin de l'été nous font penser que le maximum d'accouplements pourrait se dérouler durant ces périodes de l'année, mais rien ne prouve absolument que les mêmes femelles puissent copuler deux fois pendant l'année.

La troisième méthode, basée sur les maximums d'ovocytes mûrs comptés chaque mois, pourrait nous faire admettre qu'il existerait plusieurs périodes annuelles de forte activité vitellogénétique ; mais là aussi il semble que nous n'ayons pas suffisamment d'arguments pour démontrer que ces phénomènes concernent toutes les femelles matures.

CONCLUSION

Raja asterias est une Raie de type atlanto-méditerranéen dont la distribution semble limitée aux zones strictement tempérées de cette province atlanto-méditerranéenne.

L'évolution sexuelle et l'acquisition de la maturité ne présentent pas de différences morphologiques importantes avec les autres Rajidae : il existe une grande uniformité dans ce domaine entre *Raja miraletus*, *R. radula*, *R. clavata* et *R. asterias*. Le caractère propre à cette dernière espèce est le développement progressif de la rugosité qui se continue bien après la puberté.

La reproduction de *R. asterias* semble conditionnée par les facteurs physico-chimiques externes et plus particulièrement la température. Nous retrouvons pour cette Raie à peu près les mêmes caractères que pour *R. clavata* et au sujet de cette espèce, nous avons écrit :

« L'élévation de température interviendrait sur les processus de maturation des femelles en les accélérant ; elle favorise également l'activité vitellogénétique de celles-ci, mais au-delà d'un certain seuil son rôle serait plutôt inhibiteur » (CAPAPÉ, 1976). Chez *R. asterias*, la vitellogénèse est maximale pour un optimum de température en deçà et au-dessus duquel il y aurait des phénomènes d'inhibition plus ou moins marqués.

La fécondité de *R. asterias* peut prendre des valeurs différentes suivant la méthode utilisée, le rythme de ponte ou le nombre de séquences annuelles de la vitellogénèse. Il apparaît donc utile, vu le nombre de paramètres, de préciser les valeurs maximale et minimale de la fécondité, afin d'en donner une meilleure idée permettant ainsi d'effectuer une comparaison utile avec celles des autres Sélaciens ovipares.

TABLEAU I. — Établissement de l'activité vitellogénétique chez les femelles de *Raja asterias*.

		Envergure discale (en cm)														
		25-30	30-35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
♀ sans activité vitellogénétique	n	58	44	26	25	21	18	19	14	3	0	0	0	0	0	0
	%	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	86 %	66 %	41 %	15 %						
♀ avec activité vitellogénétique	n	0	0	0	0	0	3	8	20	17	21	18	7	12	10	6
	%						14 %	33 %	59 %	85 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %

TABLEAU II. — Fréquence des capsules ovifères en fonction de la taille.

		ENVERGURE DISCALE (en cm)									
		39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
♀ avec œufs prêts à être pondus	n	3	8	14	7	8	4	1	2	2	1
	%	100 %	89 %	70 %	59 %	62 %	22 %	14 %	17 %	20 %	17 %
♀ avec capsules ovifères dans l'oviducte	n	0	1	6	10	13	14	6	10	8	5
	%		11 %	30 %	41 %	38 %	78 %	86 %	83 %	80 %	83 %

TABLEAU III. — Évolution de la rugosité chez les mâles en fonction de la taille.

Envergure discale (en cm)	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39-45
Évolution de la rugosité et pourcentages															
Stade A	24 100 %	16 64 %	8 36 %	4 20 %	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stade B	0	9 36 %	14 64 %	16 80 %	20 100 %	16 100 %	19 100 %	6 34 %	6 30 %	3 16 %	0	0	0	0	0
Stade C	0	0	0	0	0	0	0	12 36 %	20 70 %	18 84 %	19 100 %	23 100 %	26 100 %	29 100 %	46 100 %
État sexuel	Juvéniles						Subadultes					Adultes			

TABLEAU IV. — Évolution de la rugosité chez les femelles en fonction de la taille.

Envergure discale en cm	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42-48
Évolution de la rugosité et pourcentages																	
Stade A	18 100 %	14 100 %	19 100 %	22 12 %	14 50 %	7 23 %	4 15 %		0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stade B	0	0	0	3 88 %	14 50 %	23 67 %	26 85 %	22 100 %	28 100 %	19 76 %	26 68 %	4 14 %	0	0	0	0	0
Stade C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6 24 %	12 32 %	24 86 %	29 100 %	32 100 %	24 100 %	30 100 %	28 100 %
État sexuel	Juvéniles							Subadultes								Adultes	

TABLEAU V. — Sex-ratio au cours de l'année 1974 chez *Raja asterias*.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Nbre ♂		24	30	33	43	48	52	60	22	50	32	22	26
Nbre ♀		28	28	34	43	46	54	60	39	56	44	37	28
M/F		0,86	1,07	0,96	1,00	1,04	0,96	1,00	0,56	0,89	0,73	0,59	0,93

TABLEAU VI. — Mise en évidence des vagues d'ovocytes évolutifs chez des femelles mûres pendant l'été 1974.

ENVERGURE DISCALE (en cm)	GONADES				
	Nbre d'ovocytes		Diamètre des ovocytes (cm)		
	gauche	droite	gauche	droite	
43	\	10	4	2,2	2,1
	/	5	4	1,6	1,6
	/	8	6	1,1	1,1
	\	4	4	0,8	0,8
44	\	8	7	2,2	2,2
	/	6	4	1,6	1,6
	/	7	5	1,1	1,1
	\	6	6	0,7	0,8

TABLEAU VII. — Fréquence, chez *Raja asterias*, des individus possédant des capsules ovifères in utéro (population de femelles étudiée durant l'année 1974).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Nbre ♀ avec ovules prêts à être pondus	19	19	18	28	30	16	12	14	10	14	16	14
Pourcentages	83	83	75	67	56	46	28	41	33	47	72	82
Nbre ♀ avec capsules ovifères in utéro	4	4	6	14	22	19	32	18	20	16	6	3
Pourcentages	17	17	25	33	44	54	72	59	67	53	28	18

TABLEAU VIII. — Durée de l'incubation des capsules ovifères de *Raja asterias* en aquarium.

Date dépôt	Date éclosion	Temps incubation (jours)	T°C mini-maxi	Sexe	Taille (L × l en cm)	Poids (g)
24-II-72	28-VII-72	154	14-24	♀	11 × 6,7	6,5
10-III-72	4-IX-72	147	14-24	♂	11 × 6,8	6,6

TABLEAU IX. — Calcul de la fécondité par la méthode de Holden.

Mois	% individus avec capsules in utéro	% relatif	% relatif × jours en mois
J	17	0,23	7,1
F	17	0,23	6,4
M	25	0,33	10,2
A	33	0,45	13,5
M	44	0,61	18,9
J	54	0,75	22,5
J	72	1	31
A	59	0,81	25,1
S	67	0,94	28,2
O	53	0,72	22,6
N	28	0,39	11,7
D	18	0,25	7,7
TOTAL ..			204,9

TABLEAU X. — Maximum d' « ovocytes évolutifs » dénombrés dans les deux ovaires chez *Raja radula*, durant le printemps et l'automne, en fonction de l'envergure discale.

ENVERGURE DISCALE (en cm)	PRINTEMPS	AUTOMNE	TOTAL
41	34	35	69
42	38	41	79
43	41	45	86
44	46	49	95
45	48	51	99
46	48	54	102
47	52	56	108
48	55	57	112

TABLEAU XI. — Mise en évidence du nombre d'ovocytes mûrs comptés mensuellement chez les femelles adultes de 43 cm de largeur, capturés le long des côtes nord de la Tunisie en 1974.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	TOTAL
Nbre ♀ adultes examinées	2	2	2	2	1	2	2	4	1	1	1	1	17
Nbre maximum d'ovules prêts à être pondus	7	6	8	10	9	9	12	6	8	14	7	8	106

TABLEAU XII. — Mensurations des capsules ovifères de *Raja asterias*.

	EXTRÊMES	MODE	MOYENNE
Longueur avec cornes	10,30 — 11,00	10,80	10,75
Longueur sans cornes	4,50 — 4,80	4,66	4,65
Largeur	3,42 — 3,73	3,56	3,55
Poids (g)	9,45	9,45	9,45

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBUQUERQUE, M. R., 1954-1956. — Peixes de Portugal. *Port. Acta. Biol.*, **5** : xvi + 1164 p.
- BEN-TUVIA, A., 1962. — Collection of fishes from Cyprus. *Bull. Res. Coun. Israel*, **11** (B 3) : 132-145.
- BINI, G., 1967. — Atlante dei pesci delle Coste italiane. Mondo Sommerso, Milano, 1. Leptocardi, Ciclostomi, Selaci : 206 p.
- BORCEA, I., 1906. — Recherches sur le système urogénital des Elasmobranches. *Archs Zool. exp. gén.*, 4^e sér., **4** : 199-384.
- BOUGIS, P., 1959. — Atlas des Poissons. Fasc. I. Poissons marins 1. Généralités, Requins, Raies, Gades, Poissons plats. Édit. Boubée et Cie : 201 p.
- CAPAPÉ, C., 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. II. *Raja radula* Delaroche, 1809. Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **51** (3) : 211-228.
- 1976. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. III. *Raja clavata* Linné, 1758 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction et fécondité. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 393, Zool. 275 : 907-922.
- Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. I. *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758) : Répartitions géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.*, (sous presse).
- CAPAPÉ, C., et J. P. QUIGNARD, 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. I. *Raja miraletus* Linné, 1758 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **51** (1-2) : 39-60.
- 1975. — Essai d'évaluation de la fécondité chez les Sélaciens ovipares : cas de *Raja miraletus* Linné, 1758 et de *R. radula* Delaroche, 1809 des côtes tunisiennes. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **52** (3) : 263-276.
- CLARK, R. S., 1926. — Rays and Skates, a revision of the european species. *Scient. Invest. Fishery Bd Scotl.*, (4) : 1-66.
- COLLIGNON, J., et H. ALONCLE, 1972. — Catalogue raisonné des Poissons des mers marocaines, I : Cyclostomes, Sélaciens, Holocéphales. *Bull. Inst. Pêch. marit., Maroc*, **19** : 164 p.
- DIEUZEIDE, R., M. NOVELLA et J. ROLAND, 1953. — Catalogue des Poissons des côtes algériennes. *Bull. Stn. Agric. Pêche Castiglione*, n. s., (2) : 1-135.
- DU BUIT, M. H., 1974. — Contribution à l'étude des populations de Raies du Nord-Est Atlantique des Faeroe au Portugal. Thèse de doctorat d'État ès-sciences naturelles, Université de Paris VI : 171 p. polycop.
- HOLDEN, M. J., 1975. — The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **36** (2) : 110-118.
- LE DANOIS, Éd., 1913. — Contribution à l'étude systématique et biologique des poissons de la Manche occidentale. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **5** (5) : 1-124.
- 1925. — Recherches sur les fonds chalutables des côtes de Tunisie (Croisière du chalutier « Tanche » en 1924). *Annls Stn océanogr. Salammbô*, **1** : 56 p.
- LO BIANCO, S., 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, **19** : 513-761.
- LUBET, P., et A. AZOUZ, 1969. — Étude des fonds chalutables du golfe de Tunis. *Bull. Stn océanogr. Salammbô*, **1** (3) : 87-112.
- ONDRIAS, J. C., 1971. — A list of the fresh and sea water fishes of Greece. *Hellenic. Oceanol. Limnol.*, **10** : 23-96.

- PIETSCHMANN, V., 1906. — Ichthyologische ergebniss einer Reise nach Island und die Atlantische Küste von Marokko und in die westliche hälfte des Mittelmeeres. *Annln naturh. Mus. Wien*, **21** : 72-148.
- QUIGNARD, J. P., 1965. — Les raies du golfe du Lion ; Nouvelle méthode de diagnose et d'étude biogéographique. *Rapp. P.-v. Réun. Comm int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **18** (2) : 211-212.
- SOLJAN, T., 1963. — Fishes of the Adriatic (Ribe Jadrana). *Fauna et flora adriatica*, **1** : 428 p.
- TORTONESE, E., 1956. — Leptocardia, Cyclostomata, Selachii. *Fauna Ital.*, **2** : 334 p.

Manuscrit déposé le 18 mars 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n^o 435, janv.-févr. 1977,
Zoologie 305 : 305-326.

Achévé d'imprimer le 30 avril 1977.